

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR  
CHANTAL TROTTIER

MISE EN ÉVIDENCE DE LA VOIE  
RÉTINO-THALAMO-HIPPOCAMPIQUE  
CHEZ LE PIGEON (*COLUMBA LIVIA*).

JANVIER 1995

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

Laboratoire de Neuropsychologie expérimentale, Université du Québec, Trois-Rivières, Qué. (Canada) et Laboratoire de Neuromorphologie, INSERM U-106, Hôpital de la Salpêtrière, Paris (France)

## **Mise en évidence de la voie rétino-thalamo-hippocampique chez le Pigeon (*Columba livia*).**

C. TROTTIER, J. REPÉRANT et D. MICELI

Avec 5 figures

### **Résumé**

L'existence de la voie rétino-thalamo-hippocampique a été examinée chez le pigeon à l'aide de la technique de traçage cellulaire en fluorescence mettant en œuvre le transport axonal orthograde après injection intraoculaire de la RITC et le transport rétrograde suivant l'injection de divers autres traceurs fluorescents (FB, FG, EB) dans l'hippocampe. Les résultats obtenus ont démontré que le noyau thalamique dorsal, le n. superficialis parvocellularis (SPC), d'une part, se projette bilatéralement sur l'hippocampe et, d'autre part, reçoit des projections rétiniennes contralatérales. Des projections à partir du SPC sur le Wulst ayant déjà été mises en évidence, la distribution des neurones à l'origine de cette dernière projection a été comparée à celle atteignant l'hippocampe en employant des injections concomitantes de différents traceurs fluorescents dans les deux structures télencéphaliques cibles. Dans une perspective phylogénétique, l'organisation de la voie rétino-thalamo-Wulst et de la voie rétino-thalamo-hippocampique, décrite ici pour la première fois chez l'oiseau, a été comparée à celle décrite chez d'autres classes de vertébrés.

**Mots clés:** Hippocampe, Voie rétino-thalamo-hippocampique, Marquage axonal en fluorescence, Pigeon

## Introduction

Le thalamus dorsal aviaire contient un complexe nucléaire, le nucleus dorsolateralis anterior (DLA) comparable au corps genouillé latéral (CGL) des Mammifères (Karten, 1969; Nauta and Karten, 1970). Notamment chez le pigeon, on a mis en évidence que les projections thalamofuges se dirigeaient du DLA vers une zone distincte du télencéphale appelée Wulst comprenant trois divisions hyperstriatales: l'hyperstriatum accessorium (HA), l'hyperstriatum intercalatus superior (HIS) et l'hyperstriatum dorsale (HD). Ce système thalamofuge serait l'analogue du système géniculo-strié visuel des Mammifères (Karten et al., 1973; Miceli et al., 1979; Miceli and Repérant, 1982; Bagnoli and Burkhalter, 1983; Güntürkün et al., 1993). De plus, les projections télencéphaliques, qui ont comme origine certaines subdivisions du DLA et les noyaux thalamiques adjacents, c'est-à-dire les nuclei rotundus (Rt) (Karten and Hodos, 1970), dorsolateralis posterior (DLP) et superficialis parvocellularis (SPC) (Hunt and Webster, 1972; Nixdorf and Bischof, 1982; Miceli and Repérant, 1985), constitueraient dans leur ensemble l'équivalent aviaire des voies visuelles extragéniculées mammaliennes (Miceli et al., 1990).

Une autre composante du thalamus dorsal, qui reçoit des afférences rétiniennes et qui se projette à l'hippocampe, a été identifiée chez la plupart des vertébrés: chez les Cyclostomes (Polenova and Vesselkin, 1993), chez les Amphibiens anoures (Vesselkin et al., 1971; Kicliter and Northcut, 1975; Vesselkin and Ermakova, 1978; Kicliter, 1979; Neary, 1984), chez les Reptiles (Belekhova and Vesselkin, 1985) et, plus récemment, chez les Mammifères (Pakhomova et al., 1986; Repérant et al., 1987). Ce relais thalamique du système rétino-thalamo-hippocampique a été désigné sous plusieurs termes mais a été redéfini récemment par Butler (1994a) sous le nom de "anterior thalamic nucleus" (NA). Cependant, jusqu'à présent, aucune étude ne signale l'existence d'un tel relais thalamique chez l'oiseau. Il reste à déterminer, notamment, si le relais thalamique du système rétino-hippocampique est inclus dans le DLA

ou s'il se situe dans une autre division thalamique dorsale. Des projections vers l'hippocampe à partir du SPC ont été décrites chez le pigeon à l'aide de la technique de traçage axonal rétrograde (Benowitz and Karten, 1976; Casini et al., 1986). Toutefois, ces études n'indiquent aucune projection rétinienne sur ce même noyau.

L'objectif général de la présente étude est de démontrer l'existence d'une voie rétino-thalamo-hippocampique chez le pigeon. Plus spécifiquement, il s'agit d'identifier le relais thalamique impliqué. Les travaux ont été effectués en employant la technique de traçage cellulaire en fluorescence mettant en oeuvre, d'une part, le transport axonal orthograde de la Rhodamine  $\beta$ -isothiocyanate, (RITC) injectée par voie intraoculaire, et d'autre part, le transport rétrograde de divers traceurs (Fast blue: FB, Fluoro-gold: FG, Evans blue: EB) injectés dans le complexe hippocampique. Des projections divergentes vers l'hippocampe et vers le Wulst à partir du SPC ayant déjà été démontrées, des traceurs fluorescents différents ont ainsi été injectés dans ces deux structures télencéphaliques et le marquage rétrograde somatique en résultant a été analysé. De plus nous avons comparé, dans un contexte phylogénétique, l'organisation des systèmes visuels rétino-thalamo-hippocampique et rétino-thalamo-Wulst observée chez l'oiseau à celle décrite chez d'autres classes de vertébrés.

## Matériels et méthodes

Dix pigeons voyageurs adultes (*Columba livia*) ont été préalablement anesthésiés avec la Kétamine/Rompun et ont reçu unilatéralement dans le Wulst (0.075 - 0.1  $\mu$ l) et dans l'hippocampe (0.05  $\mu$ l) des injections hémisphériques de différents traceurs fluorescents. Les traceurs utilisés, à savoir le FB (5% P/V), le FG (4%) et l'EB (solution 10% P/V contenant 1% poly-L-ornithine) ont été injectés en employant une seringue Hamilton d'une capacité de 1.0  $\mu$ l adaptée à une micropipette de verre effilée ayant un diamètre externe de 50-80  $\mu$ m. Les injections ont été effectuées en utilisant une approche dorsale directe à partir des coordonnées stéréotaxiques suivantes: pour le Wulst: Ant: 13.5-8.25 mm, Lat: 0.50-1.00 mm, à une profondeur de

1.0-2.0 mm de la surface; pour l'hippocampe: Ant: 7.0-5.0 mm, Lat: 0.50-1.00 mm, à une profondeur de 1.0-2.0 mm de la surface (Karten and Hodos, 1967). De plus, six pigeons ont reçu des injections intraoculaires de 50 µl de RITC (solution 10% dans 2% DMSO) (Miceli et al., 1993). Pour ces injections, les pigeons ont été maintenus dans un appareil stéréotaxique et nous avons utilisé une seringue de 1cc adaptée à une aiguille 26G1/2. La solution de RITC a été déposée à travers le cristallin le plus près possible de la rétine en évitant toutefois un contact direct de la pointe de l'aiguille avec la structure. Après l'injection, l'aiguille a été maintenue en place pendant trois minutes. De plus, nous avons pris soin d'éliminer, à l'aide d'un coton-tige, toute fuite de liquide à partir du point de pénétration.

Après une période de survie de 4 à 7 jours dans le cas des injections intrahémisphériques, et de 7 à 18 jours dans celui des injections intraoculaires, les animaux ont été anesthésiés profondément et perfusés par voie intracardiaque avec une solution saline suivie de formol (10%) et d'une solution de sucrose (30%). Les cerveaux ont été prélevés et sectionnés suivant un plan frontal à 40 µm avec un microtome à congélation. Les coupes de cerveaux ont été immédiatement montées sur des lames gélatinées et séchées à l'air libre, et des coupes alternées ont été recouvertes de lamelles en utilisant une résine de montage adaptée à la fluorescence (Eukitt).

Les neurones marqués ont été étudiés en utilisant un microscope à fluorescence (Leitz Ploemopack) équipé de systèmes miroir-filtres A (360 nm) et N2 (550 nm) permettant la visualisation du marquage EB et RITC ou FB et FG, respectivement. Les neurones marqués par voie rétrograde ont été soit, dans certains cas, cartographiés et comptés en employant une caméra vidéo (Panasonic, modèle WV-1850) et un moniteur, soit, dans d'autres cas, reproduits à l'aide d'un système d'analyse d'images (Image 1.22). Ensuite, des microphotographies ont été prises avec un appareil Leitz Photoautomat (MPS 45 et MPS 51). La distribution des neurones appartenant au thalamus a été déterminée par des critères cytoarchitecturaux obtenus à partir de coupes alternées colorées au

violet de Crésyl, et par la visualisation de ces coupes à l'aide d'un système miroir-filtre D (390 nm) révélant la fluorescence de fond. La délimitation topographique des subdivisions thalamiques concernées, ainsi que celles du Wulst et de l'hippocampe, proviennent des diverses descriptions architectoniques existantes (Karten and Hodos, 1967; Miceli et al., 1975; Benowitz and Karten, 1976; Casini et al., 1986; Gamlin and Cohen, 1986; Watanabe, 1987; Miceli et al., 1990).

## Résultats

### *Injections hippocampiques*

Toutes les injections ont inclus la zone hippocampique (Hp) située à l'extrémité dorsomédiale de l'hémisphère caudal et ont atteint plus superficiellement la zone parahippocampique (APH) (Fig.3A). Des corps cellulaires marqués, par transport rétrograde ont été observés bilatéralement à l'intérieur du noyau thalamique SPC et, plus caudalement, du côté ipsilatéral à l'injection, dans le noyau adjacent DLP (Fig.5). Le nombre de neurones marqués dans le SPC était approximativement équivalent des deux côtés du cerveau, bien que, du côté contralatéral, le marquage était distribué de façon plus périphérique, près de la paroi dorsolatérale du diencéphale (Fig. 1 B, C, E). Dans les régions antérieures, les neurones étaient dispersés dans l'ensemble du noyau, tandis que, dans les régions postérieures, le marquage somatique était localisé essentiellement dans sa moitié dorsale. De plus, de nombreux corps cellulaires marqués entouraient les fascicules du tractus septomesencephalicus (TSM), qui progressent rostro-caudalement à travers le SPC (Fig.1, 2D-F). Dans le DLP, le marquage était très faible et restreint à une petite région à l'extrémité latérale du noyau. Cependant, il est à préciser qu'à ce niveau il est très difficile de situer la limite exacte entre le SPC et le DLP.

Par ailleurs, des cellules marquées ont aussi été aperçues dans d'autres structures cérébrales: ipsilatéralement, dans le

télencéphale, plus spécifiquement dans la division hyperstriatale HD, dans l'area corticoida dorsolateralis, dans le noyau de la bande diagonale (Fig.3D), dans le septum (Fig.3C), dans l'archistriatum pars ventralis et dans le n. taenia. Des corps cellulaires marqués ont été observés également dans le diencéphale: ipsilatéralement, dans le noyau mamillaris lateralis, plus précisément dans le stratum cellulare internum (SCI) (Fig.4F), dans le nucleus paramedianus internus thalami et dans le nucleus lateralis hypothalami (LHy) (Fig.4A). Plus caudalement, des neurones marqués ont aussi été observés près de la région où le nerf oculomoteur III quitte l'encéphale ventro-médialement : zona péri-NIII (Fig.4B,C) ainsi qu'à l'intérieur de l'area ventralis-Tsai : AVT (Fig.4D, E). Nous avons également aperçu des corps cellulaires marqués dans le tronc cérébral postérieur: du côté ipsilatéral dans le nucleus reticularis pontis oralis, et bilatéralement mais surtout du côté ipsilatéral dans le n.linearis caudalis (LC) du raphé(Fig.4G).

### *Injections dans le Wulst*

Les sites d'injections des traceurs dans le Wulst ont inclus le HA, le HIS et, dans certains cas ont atteint la couche HD. Les injections les plus caudales étaient confinées à la couche HA (Karten and Hodos, 1967). On a pu observer des corps cellulaires marqués bilatéralement dans les différentes subdivisions du complexe thalamique DLA et dans les groupes nucléaires adjacents SPC et DLP (Fig. 5).

*Marquage thalamique: n. DLA-* Nous avons constaté la présence de neurones marqués dans toutes les subdivisions du complexe DLA: bilatéralement, dans les subnuclei pars lateralis rostralis (DLA<sub>lr</sub>) et pars magnocellularis (DLA<sub>mc</sub>) (Fig.5). Le marquage était situé dorsalement dans la région adjacente au LA et à la portion rostrale du Rt. Les cellules étaient plus nombreuses du côté ipsilatéral dans la région ventrale de la subdivision pars lateralis,



pars ventralis (DLLv) où elles recouvraient le Rt. Elles étaient également nombreuses bilatéralement, à l'intérieur du subnucleus pars lateralis, pars dorsalis : DLLd (Fig. 1A, 5).

Nous avons pu clairement repérer une démarcation dans le marquage en fonction du site d'injection à l'intérieur du Wulst. En effet, les injections plus rostrales (Ant: 13.5-12.0 mm) ont produit un marquage confiné dans la région du DLLv, au dessus du plan dorsomédial du Rt, tandis que les injections plus postérieures (Ant: 12.0-10.0 mm) ont donné lieu à une distribution latérale plus étendue du marquage dans le DLLv, laquelle progressait à travers le DLLd. Des cellules contenant les caractéristiques des traceurs injectés dans le Wulst ont aussi été trouvées dans le nucleus suprarotundus (SpRt), une région étroite chevauchant le Rt (Fig. 5).

A l'intérieur du DLLd, les cellules marquées étaient plus nombreuses du côté contralatéral. Le marquage était restreint à la portion latérale du DLLd et, ventralement, elle incluait le nucleus anterodorsalis: AD immédiatement adjacent au tractus optique (Gamlin and Cohen, 1988; Miceli et al., 1993).

*Marquage thalamique: SPC et DLP* - Lorsque les sites d'injections atteignaient les antériorités de 12.00 à 8.25 mm, le SPC était marqué bilatéralement, mais les cellules du côté ipsilatéral étaient situées principalement dans la partie médiane du noyau, entre les faisceaux de fibres du TSM et à la limite du DLLd. En revanche, du côté contralatéral, les neurones marqués étaient distribués de façon plus homogène dans le noyau (Fig. 1A, D) et apparaissaient, dans l'ensemble, plus nombreux que les neurones situés du côté ipsilatéral. De plus, dans la portion caudale du SPC, le marquage était étendu suivant un patron dorsomédial et recouvrait partiellement le n. subhabenularis lateralis. Ce type de marquage s'est retrouvé essentiellement du côté ipsilatéral aux injections et à l'intérieur de la portion la plus latérale du DLP. Aucun corps cellulaire montrant les caractéristiques de fluorescence n'a été

observé dans le SPC lorsque l'injection était réalisée dans la portion rostrale du Wulst (Ant: 13.5 à 12.0 mm).

*Marquage axonal orthograde suite aux injections intraoculaires de RITC*

Suite aux injections intraoculaires de RITC, nous avons constaté un marquage axonal et des sites de terminaison contralatéralement dans toutes les structures constituant le système visuel primaire: dans le thalamus dorsal: DLA, SPC (fig.2B), dans le thalamus ventral, plus précisément dans le geniculatis lateralis ventralis, dans le ventrolateralis thalami, dans le lateralis anterior (LA), dans l'intercalatus thalami, dans le tectum opticum (couches superficielles 2-6 de Ramon y Cajal). Nous avons également retrouvé un marquage axonal dans divers centres: hypothalamique (n. suprachiasmaticus), prétectaux (nuclei griseus tectalis, area pretectalis, geniculatus pretectalis, superficialis synencephali) et mésencéphalique (n.ectomammillaris).

Au niveau du thalamus, les plus nombreux sites de terminaison ont été observés dans le LA et dans les sous noyaux DLLd, AD et SpRt du complexe DLA (Fig.2A,B,D). On a également observé, dans les régions entourant le SPC, de nombreuses fibres marquées organisées en faisceaux qui progressaient à travers le noyau dans un plan dorsomédial et qui pénétraient à l'intérieur du DLLd (Fig.2A,B). D'autres fibres, bien que moins nombreuses, parcouraient la portion la plus externe du SPC, à la limite dorsomédiale du diencephale (Fig.2D). Des fibres individuelles ont été observées émergeant de ces deux faisceaux et pénétrant radialement à l'intérieur du SPC lui-même, et ont pu être identifiées parmi les fascicules de fibres du TSM (Fig.2C,E,F,G). Nous n'avons remarqué cependant aucun marquage fibrillaire dans le DLP.

*Différenciation des patrons de marquage thalamique suivant des injections hippocampiques, hyperstriatales et intraoculaires.*

Suite aux injections hippocampiques, on a pu constater que les cellules marquées par voie rétrograde étaient situées principalement à l'intérieur de la zone dorsale du SPC. Mais il existe également à des niveaux plus rostraux des neurones marqués dans la portion ventrale du noyau.

Suivant les injections dans le Wulst les corps cellulaires marqués étaient distribués plus ventralement dans le noyau SPC et leur distribution variait en fonction du site d'injection par rapport au plan rostrocaudal du Wulst. En effet, une injection située dans le Wulst rostral donnait lieu à un marquage dans les subdivisions les plus ventrales du DLA ipsilatéral ainsi que dans le DLLv et le SpRt. Du côté contralatéral, les neurones marqués étaient plutôt restreints au DLLd. Par contre, une injection plus caudale dans le Wulst (Ant: 11-8.25 mm) produisait un déplacement du marquage dorsolatéralement dans le thalamus. Ce marquage était bilatérale et s'étendait surtout dans les zones les plus ventrales du SPC. Enfin, les injections les plus caudales ont produit une augmentation de la densité des cellules marquées dans la zone dorsale du SPC (Fig.1A). De même, quelques neurones marqués ont été observés dans le DLP.

Ainsi, nos résultats indiquent que les cellules marquées par les traceurs injectés dans l'hippocampe sont distribuées plus dorsalement dans le SPC, tandis que celles marquées par les substances fluorescentes injectées dans le Wulst sont situées dans la portion ventrale de ce noyau. Toutefois, les deux types de cellules ont été observés ensemble dans la zone intermédiaire du SPC et aux abords des fascicules du TSM (Fig.1). Ce patron de distribution est plus évident dans les cas où l'injection dans l'hippocampe coïncide avec les injections les plus caudales dans le Wulst.

Dans certains cas, un chevauchement partiel des sites d'injections dans l'hippocampe et dans le Wulst a été observé. Ceci a donné lieu à un mélange important des deux types cellulaires marqués dans le SPC. De plus, ce chevauchement a occasionné la présence de cellules doublement marquées dû au transport rétrograde des deux traceurs à partir des mêmes terminaisons. Par ailleurs, aucun double marquage n'a été observé lorsque les sites d'injection dans les deux structures étaient clairement séparés. De ce fait, aucune projection par voie de collatérales sur les deux sites télencéphaliques n'a pu être mise en évidence.

En ce qui concerne la projection rétinienne, nous avons localisé dans la portion ventrale du SPC des fibres marquées par la RITC suite au transport orthograde à partir de la rétine. Cependant, la présence de fibres individuelles a aussi été observée dans la partie dorsale du noyau. En résumé, les fibres et sites de terminaisons que nous avons observés se retrouvaient dans les mêmes régions que les cellules marquées par voie rétrograde suite aux injections dans l'hippocampe et le Wulst.

## Discussion

Le patron de distribution des corps cellulaires marqués par fluorescence dans les différentes subdivisions du complexe DLA ainsi que dans les noyaux SPC et DLP sont comparables aux résultats obtenus lors d'expériences anatomiques similaires faisant intervenir le transport rétrograde de traceurs suite à des injections dans le Wulst (Karten et al., 1973; Bagnoli and Burkhalter, 1983; Wild, 1987; Miceli et al., 1990). Les résultats obtenus suite aux injections hippocampiques à l'intérieur du SPC appuient ceux déjà constatés dans des études utilisant la technique de la peroxydase du Raïfort (HRP) (Benowitz and Karten, 1976; Casini et al., 1986).

Nos résultats indiquent que les noyaux thalamiques, à l'origine d'une projection à l'hippocampe et au Wulst, sont, principalement, le SPC et, dans une moindre mesure, le DLP. Nos résultats démontrent aussi l'existence d'une projection directe de la rétine au SPC et, plus précisément, aux régions de ce noyau où ont été identifiés les neurones de relais de la projection à l'hippocampe et au Wulst.

Parmi les nombreux travaux consacrés au système visuel primaire des oiseaux (Erlich and Mark, 1984, pour revue), une faible projection rétinienne sur le SPC n'a été mentionnée qu'à deux reprises chez le pigeon (Miceli et al., 1979; Miceli et al., 1993). Cependant des réponses visuelles ont déjà été enregistrées dans ce noyau suite à une étude électrophysiologique (Maxwell and Granda, 1979). Nos résultats seraient attribuables au fait que la méthode du transport orthograde de la RITC offre une meilleure capacité à révéler un marquage pré-terminal et terminal. En effet, cette méthode a déjà été utilisée antérieurement afin de mettre en évidence l'existence de projections rétiniennes discrètes ipsilatérales chez la caille (Weidner et al., 1985).

La présente étude a permis de démontrer clairement l'existence d'une voie rétino-thalamo-hippocampique chez le pigeon, comparable au système mis en évidence chez plusieurs autres espèces de vertébrés. Nos résultats vont dans le même sens que les résultats antérieurs concernant les projections du SPC sur le complexe hippocampique (HP-APH) (Benowitz and Karten, 1976; Casini et al., 1986) et sur le Wulst (Hunt and Webster, 1972; Bagnoli and Burkhalter, 1983; Miceli and Repérant, 1985; Miceli et al., 1990) chez le pigeon. Ils apportent, cependant, des informations nouvelles quant à la topographie des projections du SPC sur le complexe hippocampique et sur le Wulst.

Nos données indiquent que le noyau thalamique SPC constitue un relais visuel vers le télencéphale. Quelle est, alors, en termes morphofonctionnel et évolutif, la nature de ce noyau et de ses

relations avec le télencéphale? La majorité des auteurs s'accordent aujourd'hui pour reconnaître chez les oiseaux et les reptiles l'existence de deux systèmes visuels télencéphalopètes comparables aux systèmes strié et extrastrié mammaliens. Ces systèmes sont présentés souvent comme étant, respectivement, thalamofuge et tectofuge, ou, en d'autres termes, comme étant des voies visuelles néopalléales (Belekhova and Vesselkin, 1985; Miceli et al., 1990; Repérant et al., 1994; Butler, 1994a,b). Chez la majorité des vertébrés, à l'exception des oiseaux, un autre système, vraisemblablement plus ancien, a été décrit, soit la voie rétino-thalamo-archipalléale (ou hippocampique). Cette voie a été, en effet, mise en évidence chez la lamproie (Polenova and Vesselkin, 1993), chez les Elasmobranches (Vesselkin and Kovacevic, 1973; Northcutt, 1991), chez les Poissons téléostéens (Echteler and Saidel, 1981), chez les Amphibiens anoures (Vesselkin et al., 1971; Kicliter et Northcutt, 1975; Vesselkin et Ermakova, 1978; Kicliter, 1979; Neary, 1984) et urodèles (Wicht et Himstedt, 1986, 1988), chez les Reptiles (Belekhova et Vesselkin, 1985) et chez les Mammifères (Pakhomova et al., 1986; Repérant et al., 1987).

Chez les Agnathes et les Gnathostomes anamniotes, le relais thalamique de ce système rétino-thalamo-hippocampique, désigné longtemps sous des termes très différents, a été rebaptisé récemment par Butler (1994a) sous le nom de anterior thalamic nucleus ou nucleus thalami anterior (TA). Ce noyau, qui reçoit une forte projection rétinienne, mais également d'autres modalités sensorielles, se projette bilatéralement sur le cortex médial (archipallium) équivalent de l'hippocampe. Chez les Reptiles (Lépidosauriens et Tortues), la structure considérée comme étant l'homologue du TA a généralement été désignée comme nucleus dorsolateralis anterior: DLA (Butler, 1994a pour revue). À l'opposé des groupes précédents, la projection rétinienne sur ce noyau serait beaucoup plus discrète chez les Reptiles (Cruce and Cruce, 1978; Kosareva, 1980; Kenigfest et al., 1986; Hergueta, 1990, 1992; Repérant et al., 1992). Comme dans le cas du TA, le

noyau DLA reçoit, en dehors des informations rétinienne, d'autres modalités sensorielles (Martinez-Garcia et Lorente, 1990). Ce dernier se projette bilatéralement sur le cortex médial ou archipallium (Lohman and Woorden-Verkley, 1978; Bruce and Butler, 1984; Hoogland and Vermeulen Van der Zee, 1988; Martinez-Garcia and Olucha, 1988). L'équivalent du DLA des Reptiles, chez les Mammifères, est représenté par les noyaux anterior (Butler, 1994a pour revue). En effet, ils reçoivent une projection rétinienne discrète (Conrad and Stumpf, 1975; Itaya et al., 1981, 1986; Pakhomova et al., 1986; Repérant et al., 1987) et se projettent sur le complexe hippocampique (Repérant et al., 1987 pour revue).

Par ailleurs, chez les Amniotes, il a été démontré que le noyau visuel du thalamus limbique (TA) afférente également les zones visuelles néopalliales. Ainsi, chez les lézards (Bruce et Butler, 1984; Martinez-Garcia et Lorente, 1990) et chez les Tortues (Desan, 1988), le DLA afférente la partie latérale du cortex dorsal incluant le «pallial thickening» considéré par la plupart des auteurs comme l'équivalent du corps strié mammalien (Butler, 1994b pour revue). Il a également été démontré, chez les Mammifères, que certaines composantes des noyaux anterior alimentaient également le néocortex visuel (Thompson et Robertson, 1987; Van Groen et Wyss, 1992). Chez les Vertébrés Anamniotes, Agnathes inclus, il a également été démontré que le TA se projetait non seulement sur l'archipallium (cortex médial), mais également sur le cortex dorsal (Butler, 1994a,b pour revue). Il est toutefois difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de dire si ce cortex dorsal est de nature archipalléale, ou s'il constitue le primordium du néocortex.

Nos résultats, joints à ceux d'autres chercheurs, indiquent l'existence chez les Oiseaux d'une voie rétinio-thalamo-hippocampique dont le relais thalamique est constitué par le SPC. Comme chez les Reptiles et les Mammifères, il est afférenté discrètement par la rétine et se projette massivement sur le

complexe hippocampique. On constate également qu'il se projette, comme son équivalent chez les Reptiles et les Mammifères, sur des structures visuelles néocorticales.

D'un point de vue fonctionnel, à l'instar de son homologue mammalien, l'hippocampe aviaire jouerait un rôle important dans l'élaboration d'une carte spatiale, dans l'orientation spatio-temporelle (Mammifères: O'Keefe and Nadel, 1979; Olton et al., 1979, pigeon: Bingman et al., 1984) et dans la mémoire (Mammifères: Gaffan, 1972; Olton et al., 1979; Winocur, 1979, pigeon: Sahgal, 1984; Bingman et al., 1985). En effet, des études effectuées chez le pigeon, dont on a procédé à l'ablation partielle ou totale de l'hippocampe, ont révélé une perte significative de leur orientation et de leur capacité à retrouver leur gîte (Bingman et al., 1984, 85, 88, 90). De même, chez le rat, des lésions de l'hippocampe dorsal ou du thalamus dorsomédial ont induit des amnésies antérograde et rétrograde (Winocur, 1990). Le système rétino-thalamo-hippocampique pourrait, en conséquence, correspondre à l'organisation cytoarchitecturale de cette fonction de repérage et de mémorisation visuelle.



## Abréviations

AD	n. anterodorsalis
APH	parahippocampique
AVT	area ventralis-TSAI
CGL	corps genouillé latéral
DLA	n. dorsolateralis anterior
DLA <sub>lr</sub>	n. dorsolateralis pars lateralis rostralis
DLA <sub>mc</sub>	n. dorsolateralis pars magnocellularis
DLL <sub>d</sub>	n. dorsolateralis pars lateralis, pars dorsalis
DLL <sub>v</sub>	n. dorsolateralis pars lateralis, pars ventralis
DLM	n. dorsolateralis anterior, pars medialis
DLP	n. dorsolateralis posterior
DMA	n. dorsomedialis anterior
DMP	n. dorsomedialis posterior
FPL	fasciculus prosencephali lateralis
HA	hyperstriatum accessorium
HD	hyperstriatum dorsale
HIS	hyperstriatum intercalatus superior
HM	n. hebenularis medialis
Hp	hippocampe
LA	n. lateralis anterior
LC	linearis caudalis
LHy	n. lateralis hypothalami
m	ligne médiane
NDB	nucleus de la bande diagonale
OM	tractus occipitomesencephalicus
Ov	n. ovoidalis
RPO	n. reticularis pontis oralis
Rt	n. rotundus
SCI	stratum cellulare internum
SM	n. septalis medialis
SMe	stria medullaris
SOp	stratum opticum
SPC	n. superficialis parvocellularis
SpRt	n. suprarotundus

SRt	n. subrotundus
T	n. triangularis
TA	n. thalami anterior
TIO	tractus isthmo-opticus
TrO	tractus opticus
TSM	tractus septomesencephalicus
V	ventricle
W	Wulst
ZpNIII	zona peri-nervus oculomotorius

## Légendes

**Figure 1** — Distribution différentielle des corps cellulaires au niveau du thalamus dorsal suivant des injections concomitantes des traceurs EB dans le Wulst et FB dans l'hippocampe. A et B : Corps cellulaires marqués avec EB dans le SPC et le DLLd observés en employant le système miroir filtre N2 (550 nm) et (B) la même région visualisée avec le système miroir filtre A (360 nm) montrant les neurones FB. - x 120. D et E : région de SPC observée à plus fort grossissement montrant une distribution commune des neurones EB (D) et FB (E) suivant leur injection dans le Wulst et dans l'hippocampe respectivement. Les cercles ouverts dans chacune des figures indiquent un faisceau sanguin qui sert de point de repère. - x 295. C: cellules FB marquées dans la zone superficielle de SPC après injection du traceur dans l'hippocampe. - x 295. Les triangles ouverts dans les figures indiquent des fascicules du tractus septomesencephalicus (TSM) qui parcourent le centre du SPC.

**Figure 2** — Transport orthograde fibrillaire dans le thalamus dorsal après injection intraoculaire de RITC. A et B : marquage orthograde dans les régions respectives rostrale et caudale du n. DLL montrant une innervation plus importante dans le SpRt, dans le DLLd, et dans le SPC entourant le TSM. - x 30. D : marquage axonal et terminal important dans le n. AD et plus faible dans la partie médiale du DLLd et dans la portion proximale du SPC. - x 30. E (x320) et F (x475): marquage RITC axonal et terminal dans les régions rostrales du n. SPC ventral et dans G : à plus fort grossissement. - x 1270. C : marquage fibrillaire isolé autour des fascicules du TSM (petites têtes de flèches) dans la région dorsocaudale du SPC. - x 120. Les triangles ouverts indiquent des fascicules du TSM qui traversent le centre du SPC. DLLv et DLLd: sous-divisions pars lateralis, pars ventralis et pars dorsalis du DLL. AD: n. anterodorsalis. Rt: rotundus. TrO : tractus opticus. SpRt : n. suprarotundus. TSM : tractus septomésencéphalicus et SPC : n. superficialis parvocellularis.

**Figure 3** — A : site d'injection du traceur FG dans l'hippocampe (Hp) montrant l'étendue du site d'injection jusqu'à l'area parahippocampique (APH). V : ventricule. - x 50. B : marquage de corps cellulaires FB dans une région immédiatement ventrale au site d'injection hippocampique du traceur dans l'hémisphère. Il est difficile d'identifier avec certitude cette région comme faisant partie du n. septalis medialis (SM). m : ligne médiane. - x 120 C : marquage neuronal FG dans la partie la plus ventrale du n. septalis medialis - x 120 Et D : marquage somatique dans le n. de la bande diagonale (NDB). TSM : tractus septomésencéphalicus. - x 75

**Figure 4** — Marquage rétrograde extrathalamique des corps cellulaires ipsilatéraux dans différentes structures diencephaliques et dans le tronc cérébral suivant l'injection des traceurs fluorescents FG ou FB dans le complexe hippocampique droit. A : marquage neuronal FG dans l'hypothalamus latéral (LHy) - x 75 B : marquage somatique FG dans la zona peri-(Zp) oculomoteur NIII (les orientations médiales et dorsales sont respectivement vers le haut et vers la droite de la microphotographie) - x 295 C : marquage cellulaire de ZpNIII avec le traceur FB - x 120. Marquage des corps cellulaires avec le FB dans la partie rostrale (D) - x 295 et caudale (E) - x 140 de l'area ventralis -Tsai (AVT). F : marquage somatique FB dans le stratum cellulare internum (SCI) du diencephale - x 120 et (G) dans le noyau de la ligne médiane du raphé, n. linerais caudalis (LC) - x 120.

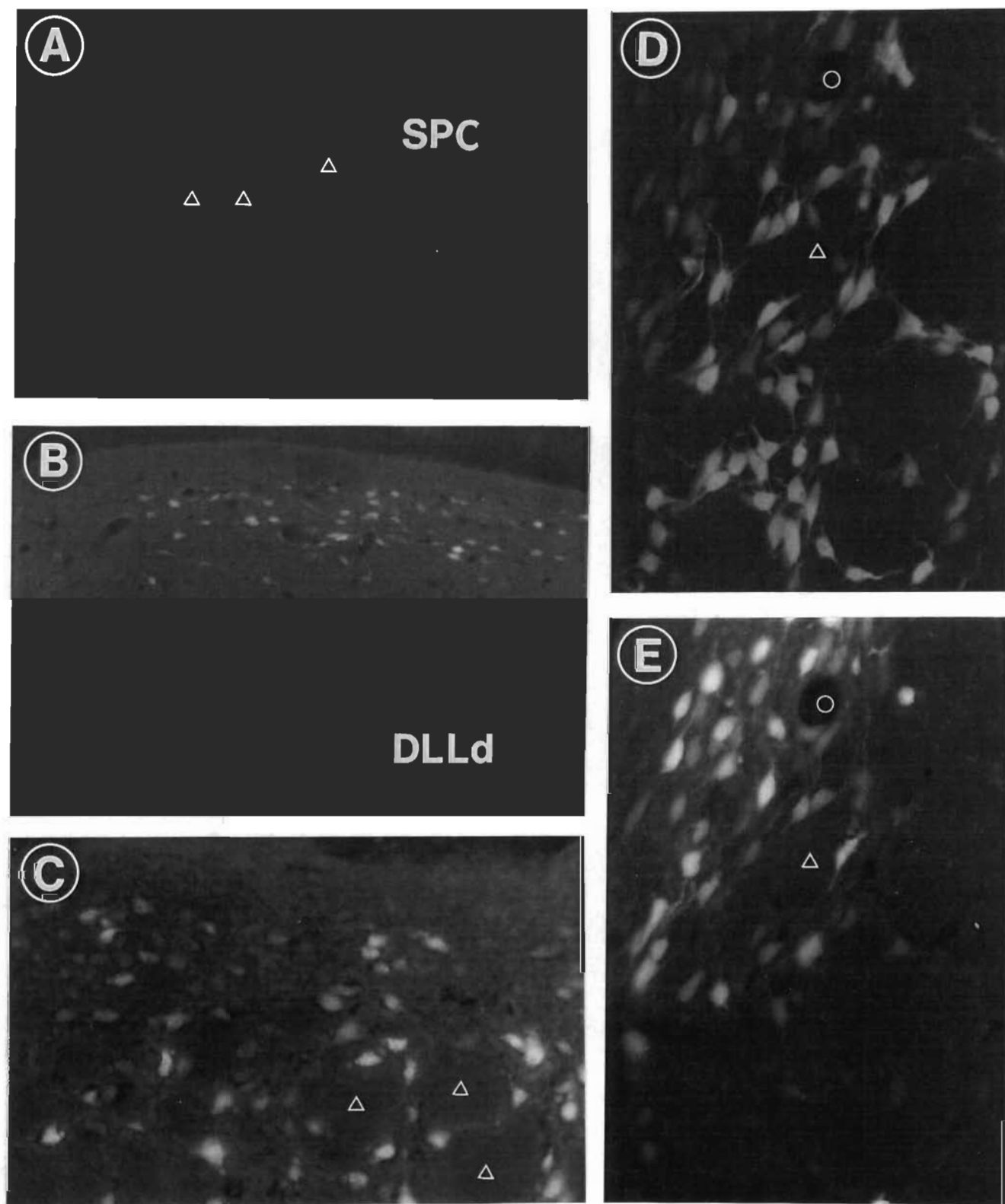
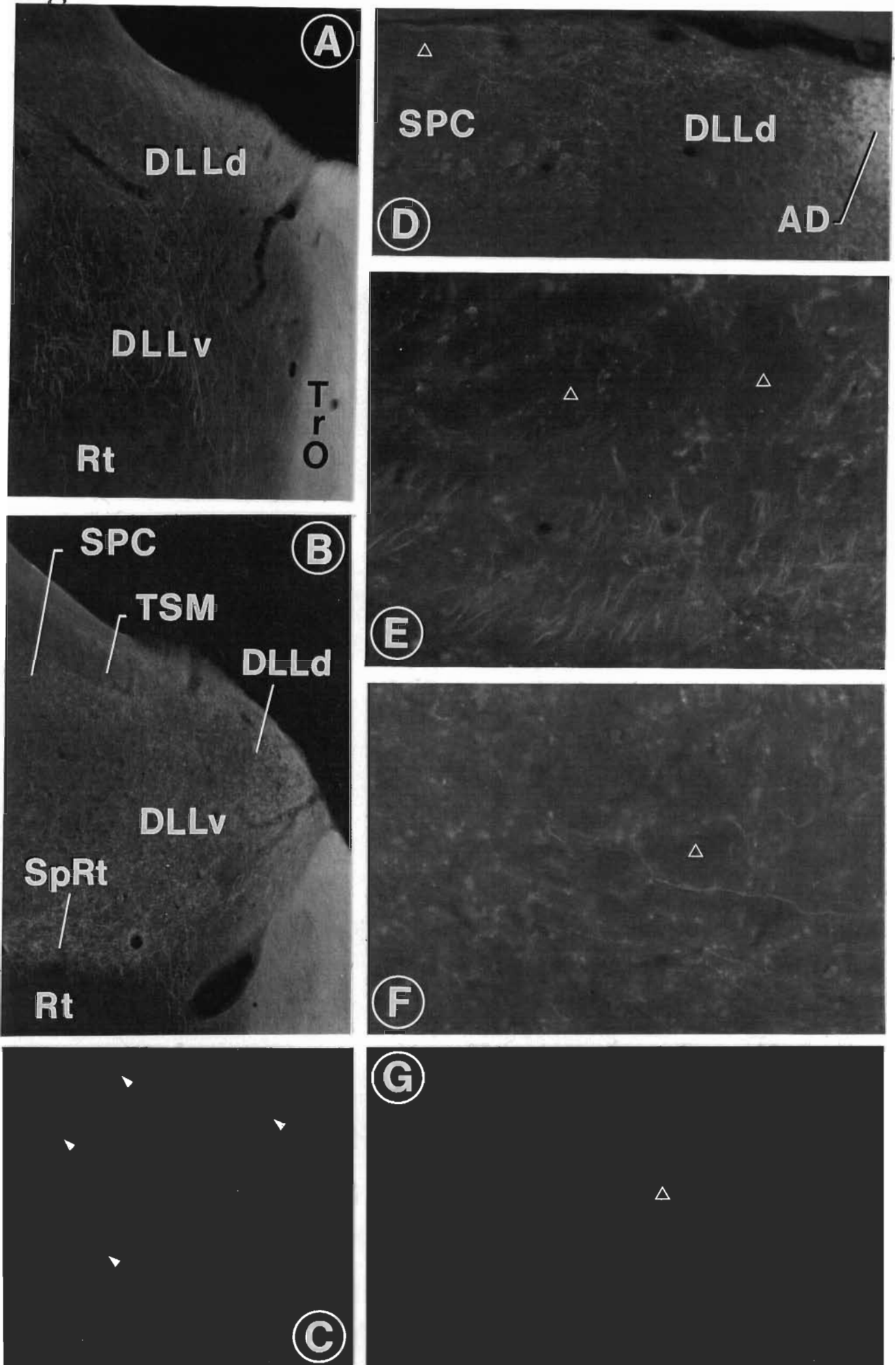


Fig.1

Fig.2



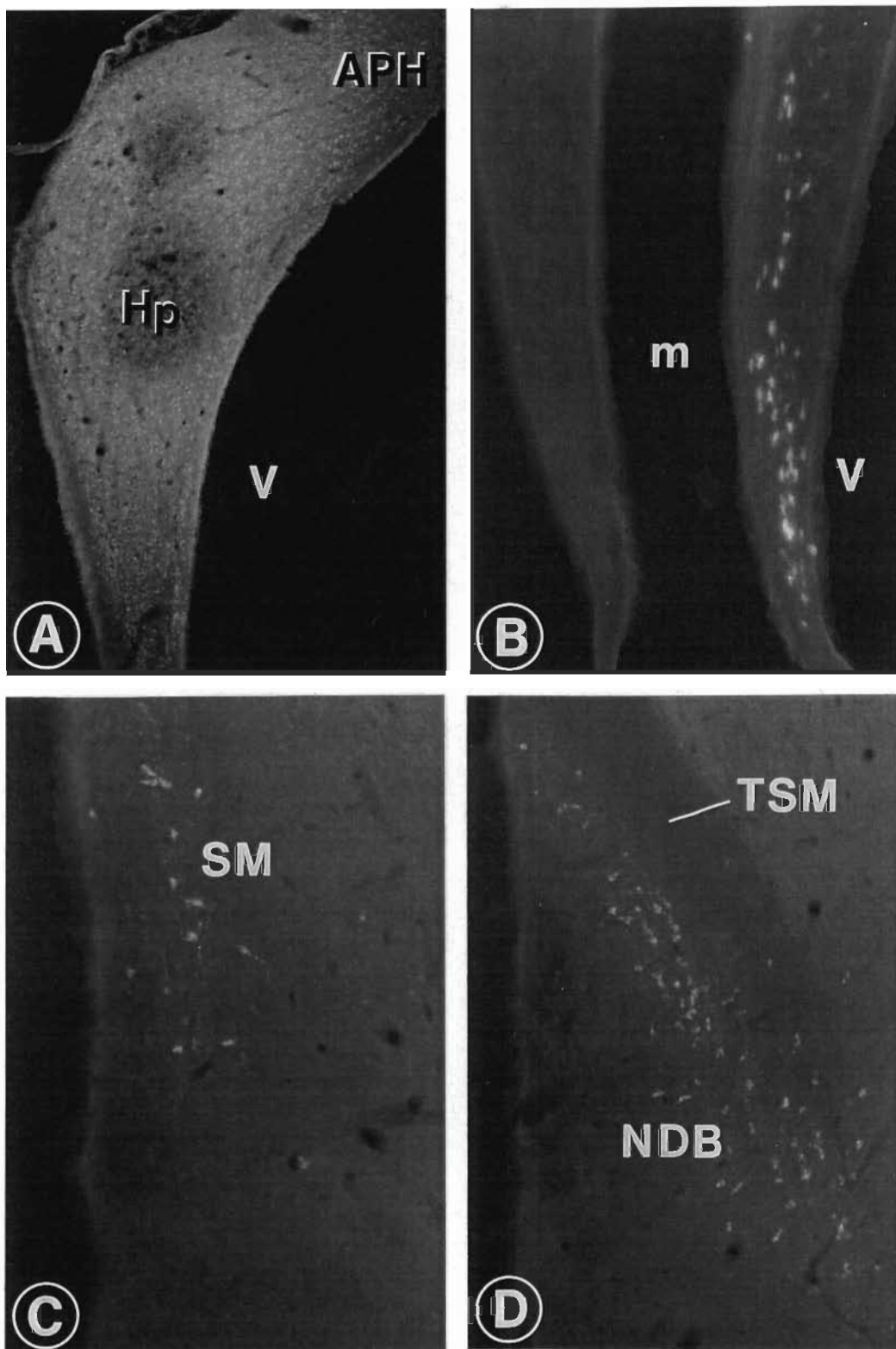
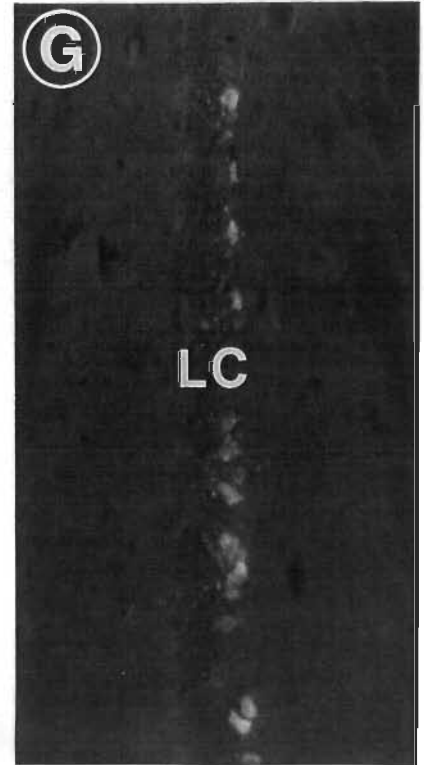
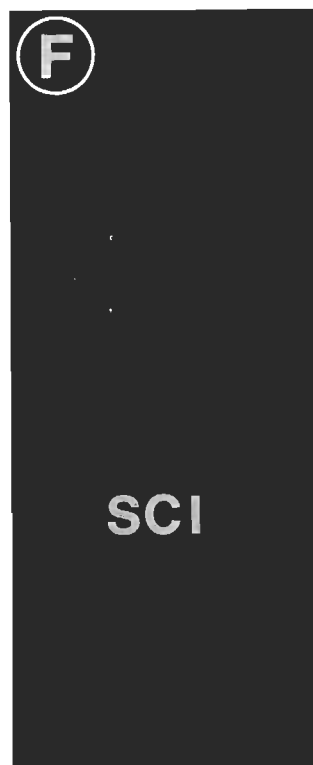
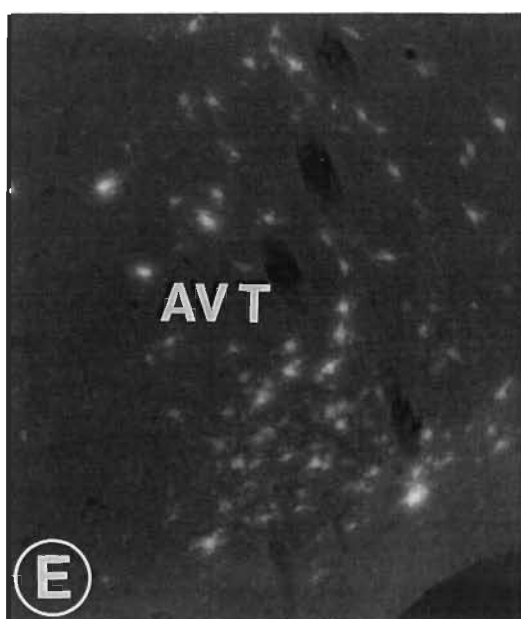
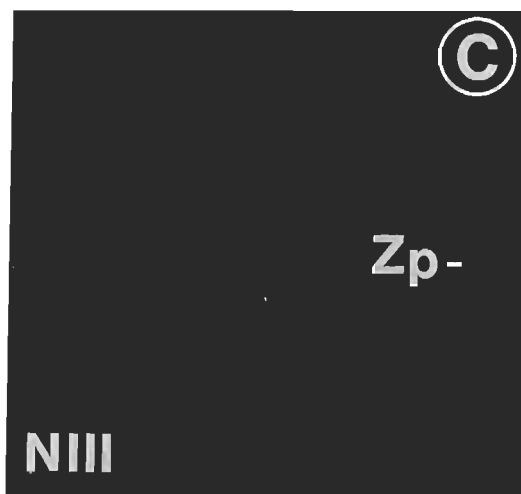
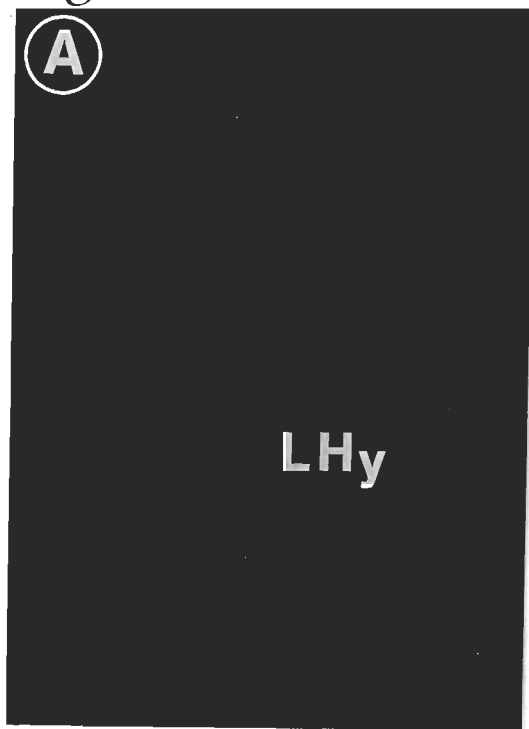
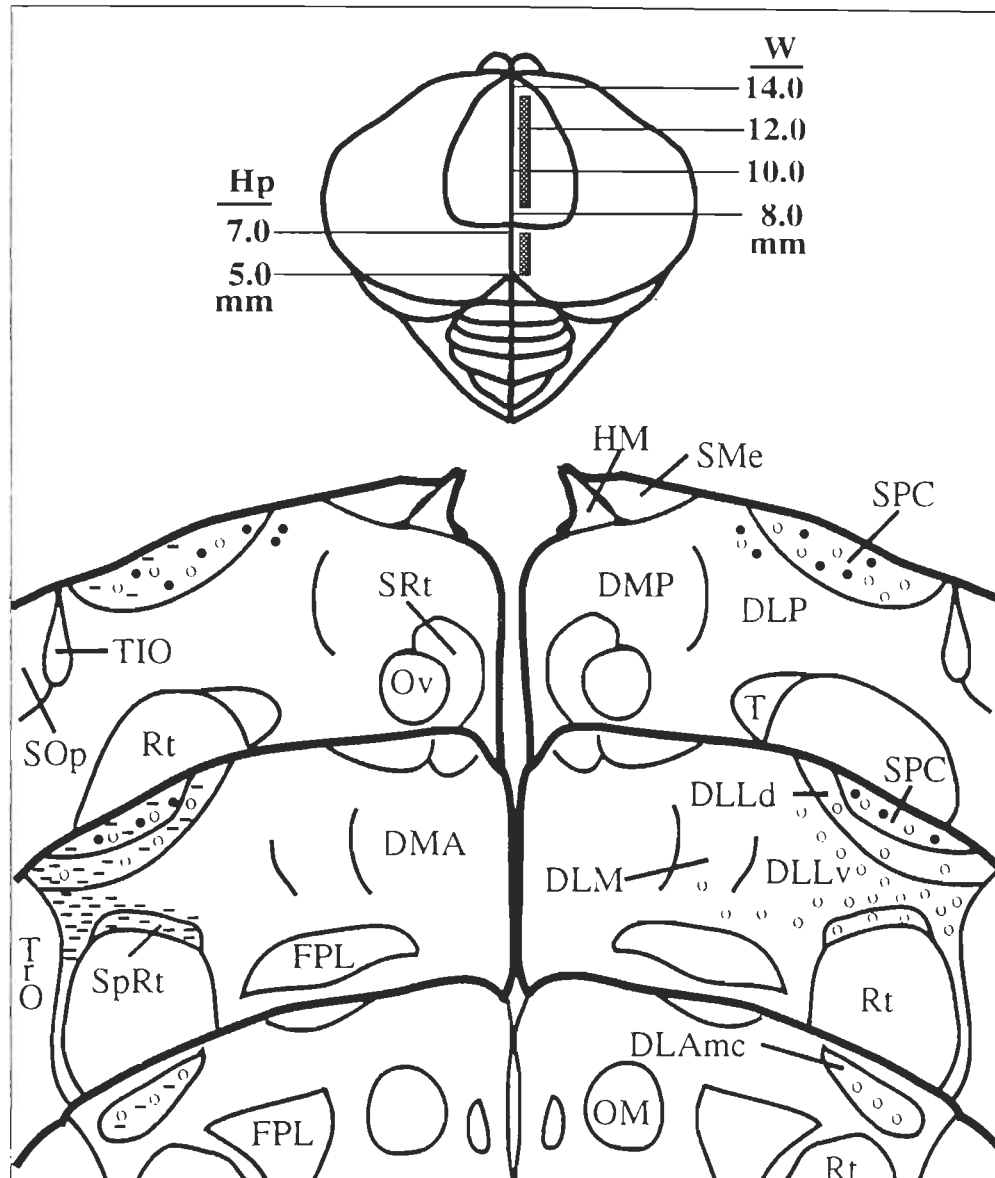


Fig.3

Fig.4







**Figure 5** — Représentation schématique de coupes frontales du cerveau d'un pigeon, à différents niveaux du thalamus dorsal, et montrant la distribution des corps cellulaires bilatéralement dans les sous-divisions du DLA, dans le DLP et dans le SPC suite aux injections de traceurs fluorescents dans le Wulst (o) et dans l'hippocampe (●) de l'hémisphère droit. Les zones de marquage terminal suite à l'injection de RITC dans l'oeil contralatéral sont représentées par des tirets horizontaux. Les zones échantillonnées dans le Wulst (W) et dans l'hippocampe (Hp) sont illustrées dans le schéma représentant une vue dorsale du cerveau d'un pigeon situé dans le haut de la figure.

## Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce aux subventions de recherche du CRSNG ainsi qu'à la bourse d'étude supérieure accordée par le Fond pour la formation des chercheurs et l'aide à la recherche (FCAR) et à la bourse "Intervention Spéciale" de l'Université-du-Québec-à-Trois-Rivières. Les auteurs tiennent à remercier également C. Gardner et L. Marchand pour leur excellent travail de secrétariat et leur assistance technique.

## Références

- BAGNOLI, P. and BURKHALTER, A.: Organization of the afferent projections to the Wulst in the pigeon. *J. Comp. Neurol.* **214**,103-113 (1983).
- BELEKHOVA, M.G. and VESSELKIN, N.P.: Telencephalisation and transfer of function in the central nervous system of Vertebrates in light and current data. *J. Evol. Bioch. Physiol. (Leningrad)*. **21**, 531-541 (1985).
- BENOWITZ L.I. and KARTEN, H.J.: The tractus infundibuli and other afferents to the parahippocampal region of the pigeon. *Brain Res.* **102**,174-180 (1976).
- BINGMAN, V.P., BAGNOLI, P., IOALÉ, P. and CASINI, G.: Homing Behaviour of pigeons after telencephalic ablations. *Brain Behav. Evol.* **24**, 94-108 (1984).
- BINGMAN, V.P., IOALÉ, P., CASINI, G. and BAGNOLI, P.: Dorsomedial forebrain ablations and home loft association behavior in homing pigeons. *Brain Behav. Evol.* **26**, 1-9 (1985).
- BINGMAN, V.P., IOALÉ, P., CASINI, G. and BAGNOLI, P.: Unimpaired acquisition of spatial reference memory, but impaired homing performance in hippocampal-ablated pigeons. *Behav. Brain Res.* **27**, 179-187 (1988).
- BINGMAN, V.P., IOALÉ, P., CASINI, G. and BAGNOLI, P.: The avian hippocampus: Evidence for a role in the development of the homing pigeon navigational map. *Behav. Neurosci.* **104**(6), 906-911 (1990).
- BRUCE, L.L. and BUTLER, A.B.: Telencephalic connections in lizards. I. Projections to cortex. *J. Comp. Neurol.* **229**, 585-601 (1984a).

- BRUCE, L.L. and BUTLER, A.B.: Telencephalic connections in lizards. II. Projections to anterior dorsal ventricular ridge. *J. Comp. Neurol.* **229**, 602-615 (1984b).
- BUTLER, A.B.: The evolution of the dorsal thalamus of jawed vertebrates, including mammals: cladistic analysis and a new hypothesis. *Brain Res. Rev.* **19**, 29-65 (1994a).
- BUTLER, A.B.: The evolution of the dorsal pallium in the telencephalon of amniotes: cladistic analysis and a new hypothesis. *Brain Res. Rev.* **19**, 66-101 (1994b).
- CASINI, G., BINGMAN, V.P., and BAGNOLI, P.: Connections of the pigeon dorsomedial forebrain studied with WGA-HRP and  $^3\text{H}$ -Proline. *J. of Comp. Neur.* **245**, 454-470 (1986).
- CONRAD, C.D. and STUMPF, W.E.: Direct visual input to the limbic system: crossed retinal projections to the nucleus anterodorsalis thalami in the tree shrew. *Exp. Brain Res.* **23**, 141-149 (1975).
- CRUCE, J.A.F. and CRUCE, W.L.R.: Analysis of the visual system in a lizard, *Tupinambis nigropunctatus*. In: GREENBERG, N. and MACLEAN, P.D. (Eds.): *Behavior and Neurology of Lizards*. National Institute of Mental Health, Rockville, MD. 79-90 (1978).
- DESAN, P.H.: Organization of the cerebral cortex in turtle. In: SCHWERTDFEGER, W.K. and SMEETS, W.J.A.J. (Eds.): *The Forebrain of Reptiles: Current Concepts of Structure and Function*. Karger, Basel. 1-11 (1988).
- ECHTELER, S.E. and SAIDEL, W.M.: Forebrain connections in the goldfish support telencephalic homologies with land vertebrates. *Science*. **212**, 683-685 (1981).

- EHRlich, D. and MARK, R.: An atlas of the primary visual centers in the brain of the chick, *Gallus gallus*. J. of Comp. Neurol. **223**, 611-625 (1984).
- GAFFAN, D.: Loss of recognition memory in rats with lesions of the fornix. Neuropsych. **10**, 327-341 (1972).
- GAMLIN, P.D.R. and COHEN, D.H.: A second ascending visual pathway from the optic tectum to the telencephalon in the pigeon *Columba livia*. J. Comp. Neurol. **269**, 296-310 (1986).
- GAMLIN, P.D.R. and COHEN, D.H.: Retinal projections to the pretectum in the pigeon *Columba livia*. J. Comp. Neurol. **269**, 1-17 (1988).
- GÜNTÜRKÜN, O., MICELI, D. and WATANABE, M.: Anatomy of the avian thalamofugal pathway. In: ZEIGLER, H.P. and BISCHOF, H.J. (Eds): Vision, Brain, and Behavior in Birds. The MIT Press, Cambridge, Mass. 115-135 (1993).
- HERGUETA, S., LEMIRE, R., WARD, R., RIO, J.P. and REPERANT, J.: A reconsideration of the primary visual system of the turtle *Emys orbicularis*. J. Hirnforsch. **33**, 181-210 (1992).
- HERGUETA, S., REPERANT, J., LEMIRE, M., WARD, R., KIRPITCHNIKOVA, E. et WEIDNER, C.: Analyse comparative du système visuel primaire chez les tortues. C.R. Acad. Sci. Paris. **311**, 431-438 (1990).
- HOOGLAND, P.V. and VERMEULEN-VAN der ZEE, E.: Intrinsic and extrinsic connections of the cerebral cortex of lizards. In: SCHWERDTFEGGER, W.K. and SMEETS, W.J.A.J. (Eds.): The Forebrain of Reptiles: Current Concepts of Structure and Function. Karger, Basel. 20-29 (1988)
- HUNT, S.P. & WEBSTER, K.E.: Thalamo-hyperstriate interrelations in the pigeon. Brain Res. **44**, 647-651 (1972).

- ITAYA, S.K., VAN HOESEN, G.W. and BENEVENTO, L.A.: Direct retinal pathways to the limbic thalamus of the monkey. *Exp. Brain Res.* **61**, 607-613 (1986).
- ITAYA, S.K., VAN HOESEN, G.W. and JENQ, C.-B.: Direct retinal input to the limbic system of the rat. *Brain Res.* **226**, 33-42 (1981).
- KARTEN, H.J. and HODOS, W.: A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon *Columba livia*. In: John Hopkins Press, Baltimore MD, (1967).
- KARTEN, H.J.: The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **167**, 164-179 (1969).
- KARTEN, H.J. and HODOS, W.: Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon *Columba livia*. *J. Comp. Neurol.* **140**, 35-52 (1970).
- KARTEN, H.J., HODOS, W., NAUTA, W.J.H. and REVZIN, A.M.: Neural connections of the "visual wulst" of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon *Columba livia* and owl *Speotyto canicularia*. *J. Comp. Neurol.* **150**, 253-276 (1973).
- KENIGFEST, N.B., REPERANT, J. and VESSELKIN, N.P.: Retinal projections in the lizard *Ophisaurus apodus* revealed by autoradiographic and peroxidase methods. *J. Evol. Biochem. Physiol.* **22**, 181-186 (1986).
- KICLITER, E.: Some telencephalic connections in the frog, *Rana pipiens*. *J. Comp. Neurol.* **185**, 75-86 (1979).
- KICLITER, E. and NORTHCUTT, R.G.: Ascending Afferents to the telencephalon of ranid frogs: an anterograde degeneration study. *J. Comp. Neurol.* **161**, 239-254 (1975).
- KOSAREVA, A.A.: Retinal projections in lamprey *Lampetra fluviatilis*. *J. Hirnforsch.* **21**, 243-256 (1980).

- LOHMAN, A.H.M. and VAN WOERDEN-VERKLEY, I.: Ascending connections to the forebrain in the tegu lizard. *J. Comp. Neurol.* **182**, 555-594 (1978).
- MARTINEZ-GARCIA, F. and LORENTE, M.-J.: Thalamo-cortical projections in the lizard *Podarcis hispanica*. In: SCHWERDTFEGGER, W.K. and P. GERMROTH, P. (Eds.): *The Forebrain in Nonmammals: New Aspects of Structure and Development*. Springer, New York. 93-102 (1990).
- MARTINEZ-GARCIA, F. and OLUCHA, F.E.: Afferent projections to the Timm-positive cortical areas of the telencephalon of lizards. In: SCHWERDTFEGGER, W.K. and SMEETS, W.J.A.J. (Eds.): *The Forebrain of Reptiles: Current Concepts of Structure and Function*. Karger, New York. 30-40 (1988).
- MAXWELL, J.H. and GRANDA, A.M.: Receptive fields of movement-sensitive cells in the pigeon thalamus. In: GRANDA, A.M. and MAXWELL, J.H. (Eds.): *Neural mechanisms of Behavior in the Pigeon*. Plenum, New York. 177-197 (1979).
- MICELI, D., GIOANNI, H., REPÉRANT, J. and PEYRICHOUX, J.: The avian visual wulst: I. An anatomical study of afferent and efferent pathways. II. An electrophysiological study of the functional properties of single neurons. In: GRANDA, A.M. and MAXWELL, J.H. (Eds.): *Neural mechanisms of behavior in the pigeon* (13). Plenum, New York. 223-254 (1979).
- MICELI, D., MARCHAND, L., REPERANT, J. and RIO, J.P.: Projections of the dorsolateral anterior complex and adjacent thalamic nuclei upon the visual Wulst in the pigeon. *Brain Res.* **518**, 317-323 (1990).
- MICELI, D., PEYRICHOUX, J. and REPERANT, J.: The retino-thalamo-hyperstriatal pathways in the pigeon *Columba livia*. *Brain Res.* **100**, 125-131 (1975).

- MICELI, D. and REPERANT, J.: Thalamo-hyperstriatal projections in the pigeon *Columba livia* as demonstrated by retrograde double-labeling with fluorescent tracers. *Brain Res.* **245**, 365-371 (1982).
- MICELI, D. and REPERANT, J.: Telencephalic afferent projections from the diencephalon and brainstem in the pigeon. A retrograde multiple-label fluorescent study. *Exp. Biol.* **44**, 71-99 (1985).
- MICELI, D., REPERANT, J., MARCHAND, L. and RIO, J.P.: Retrograde transneuronal transport of the fluorescent dye Rhodamine B-isothiocyanate from the primary and centrifugal visual systems in the pigeon. *Brain Res.* **601**, 289-298 (1993).
- NAUTA, H.J.W. & KARTEN, H.J.: A general profile of the vertebrate brain with sidelights on the ancestry of cerebral cortex. In: SCHMITT, F.O.S. (Ed): *Neurosciences, 2nd Study Program*. Rockefeller University Press, New York, 7-26 (1970).
- NEARY, T.J.: Anterior thalamic nucleus projections to the dorsal pallium in ranid frogs. *Neurosci. Lett.* **51**, 213-218 (1984).
- NIXDORF, B.E. and BISCHOF, H.J.: Afferent connections of the ectostriatum and visual wulst in the zebra finch *Taeniopygia gutata castanotis* Gould: an HRP study. *Brain Res.* **248**, 9-17 (1982).
- NORTHCUTT, R.G.: Visual pathways in elasmobranchs: organization and phylogenetic implications. *J. Exp. Zool.* **5**, 97-107 (1991).
- O'KEEFE, J. and NADEL, L.: The hippocampus as a cognitive map. *Beh. Brain Sci.* **2**, 487-533 (1979).
- OLTON, D.S., BECKER, J. and HANDELMANN, G.: Hippocampus, space and memory. *Beh. Brain Sci.* **2**, 313-365 (1979).



- PAKHOMOVA, A.S., WEIDNER, C. and REPERANT, J.: The retino-thalamo-hippocampal pathway in the rat. IXe Conference of Evolutionary Physiol. Acad. Sci. VSSR, Leningrad. Abst. 220-221 (1986).
- POLENOVA, O.A. and VESSELKIN, N.P.: Olfactory and nonolfactory projections in the river lamprey *Lampetra fluviatilis* telencephalon. J. Hirnforsch. **34**, 261-279 (1993).
- REPERANT, J., RIO, J.P., WARD, R., HERGUETA, S., MICELI, D. and LEMIRE, M.: Comparative analysis of the primary visual system in Reptiles. In: GANS, C. and ULINSKI, P.S.(Eds.): Sensorimotor Integration Biology of the Reptilia. The University of Chicago Press. Chicago, London. Neurol. **17**, 175-240 (1992).
- REPERANT, J., WARD, R., HERGUETA, S. and MICELI, D.: A short history of the history of the brain. In: FEDIDA, P. et WIDLÖCHER, D. (Eds.): Les Evolutions, Phylogénèse de l'Individuation. Colloque de la Revue Intern. Psychopathol. P.V.F., Paris. 111-128 (1994).
- REPERANT, J., WEIDNER, C., PAKHOMOVA, A., DESROCHES, A.-M., VESSELKIN, N. et LEMIRE, M.: Mise en évidence d'une voie rétino-thalamo-hippocampique chez le rat. C.R. Acad. Sci. Paris. **305**, 601-604 (1987).
- SAHGAL, A.: Hippocampal lesions disrupt recognition memory in pigeons. Beh. Brain Res. **11**, 47-58 (1984).
- THOMPSON, S.M. and ROBERTSON, T.R.: Organization of subcortical pathways for sensory projections to the limbic cortex. II. Afferent projections to the thalamic lateral dorsal nucleus in the rat. J. Comp. Neurol. **265**, 189-202 (1987).
- VAN GROEN, T. and WYSS, J.M.: Projections from the laterodorsal nucleus of the thalamus to the limbic and visual cortices in the rat. J. Comp. Neurol. **324**, 427-448 (1992).

- VESSELKIN, N.P., AGAYAN, A.L. and NOMOKONOVA: A study of thalamo-telencephalic afferent systems in frogs. *Brain Beh. Evol.* **4**, 295-306 (1971).
- VESSELKIN, N.P. and ERMAKOVA, T.V.: Studies on the thalamic connections in the frog *Rana temporaria* by peroxidase technique. *J. Evol. Bioch. Physiol. (Leningrad)*. **14**, 117-122 (1978).
- VESSELKIN, N.P. and KOVACEVIC, N.: Non olfactory afferent projections of the telencephalon of Elasmobranchii. *J. Evol. Bioch. Physiol. (Leningrad)*. **9**, 512-518 (1973).
- WATANABE, M.: Synaptic organization of the nucleus dorsolateralis anterior thalami in the Japanese quail *Coturnix coturnix japonica*. *Brain Res.* **401**, 279-291 (1987).
- WEIDNER, C., REPERANT, J., MICELI, D., HABY, D. and RIO, J.P.: An anatomical study of ipsilateral retinal projections in the quail using radioautographic, horseradish peroxidase, fluorescence and degeneration techniques. *Brain Res.* **340**, 99-108 (1985).
- WICHT, H. and HIMSTEDT, W.: Two thalamo-telencephalic pathways in a urodele *Triturus alpestris*. *Neurosci. Lett.* **68**, 90-94 (1986).
- WICHT, H. and HIMSTEDT, W.: Topologic and connectional analysis of the dorsal thalamus of *Triturus alpestris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *J. Comp. Neurol.* **267**, 545-616 (1988).
- WILD, J.M.: The avian somatosensory system: connections of regions of body representation in the forebrain of the pigeon. *Brain Res.* **412**, 205-223 (1987).
- WINOCUR, G.: Effects of interference on discrimination learning and recall by rats with hippocampal lesions. *Physiol. Behav.* **22**, 339-345 (1979).

WINOCUR, G.: Anterograde and retrograde amnesia in rats with dorsal hippocampal or dorsomedial thalamic lesions. *Behavioural Brain Res.* **38**, 145-154 (1990).

## Mise en évidence de la voie rétino-thalamo-hippocampique chez le pigeon (*Columba livia*)

### Document de synthèse

Le thalamus dorsal aviaire contient un complexe nucléaire, le dorsolateralis anterior (DLA) comparable au corps genouillé latéral (CGL). Il a été mis en évidence, notamment chez le pigeon, que du DLA les projections thalamofuges se dirigeaient vers une zone distincte du télencéphale appelée Wulst ou hyperstriatum visuel. Ce système thalamofuge serait l'analogue du système géniculo-strié visuel des Mammifères. Une autre composante du thalamus dorsal, recevant des projections rétiniennes et se projetant à l'hippocampe et désigné sous le terme de système rétino-thalamo-hippocampique, a été identifié chez la plupart des Vertébrés (Cyclostomes, Amphibiens anoures, Reptiles, Mammifères). Cependant, jusqu'à maintenant, aucune étude n'avait été effectuée afin d'identifier une voie similaire chez l'Oiseau.

L'objectif de la présente étude est de démontrer l'existence de cette voie rétino-hippocampique chez le pigeon et, en particulier, d'identifier le relais thalamique impliqué. Pour se faire, nous avons utilisé la technique de traçage cellulaire en fluorescence, mettant en oeuvre, d'une part, le transport axonal orthograde de la Rhodamine B-isothiocyanate: RITC injectée par voie intraoculaire et, d'autre part, le transport rétrograde de divers traceurs (Fast blue: FB, Fluoro gold: FG, Evans blue: EB) injectés dans le complexe hippocampique. A l'aide de cette technique, nous avons pu ainsi, identifier l'arrivée de la projection rétino-thalamique et l'origine de la projection thalamo-hippocampique. De plus, il a été intéressant de vérifier si le relais de la voie rétino-thalamo-hippocampique, chez le pigeon, est inclus dans une des subdivisions du DLA ou dans une composante thalamique adjacente à projection hyperstriatale.

Dans ces expériences, les pigeons ont reçu simultanément des injections intraoculaires de RITC et des injections intrahémisphériques

de différents traceurs fluorescents dans le Wulst et dans l'hippocampe. Par la suite, le marquage thalamique résultant du transport axonal orthograde et rétrograde des traceurs a été répertorié

## Résultats

### Injections dans l'hippocampe

Des corps cellulaires marqués par le transport axonal rétrograde ont été observés bilatéralement au niveau du noyau SPC et plus caudalement du côté ipsilatéral à l'injection dans le noyau adjacent, DLP. De plus, plusieurs cellules marquées entouraient les fascicules du tractus septomesencephalicus: TSM, qui progressent à travers le SPC. Au niveau du n. DLP, le marquage était plus faible et restreint à une portion située à l'extrémité latérale du noyau. Par ailleurs, des neurones marqués ont été observés dans plusieurs autres divisions cérébrales: au niveau du télencéphale, dans la division hyperstriatale HD, l'area corticoida dorsolateralis, le noyau de la bande diagonale, le septum et le n. taenia. Au niveau du diencéphale, des corps cellulaires marqués étaient observés dans le noyau mamillaris lateralis, stratum cellulare internum, nucleus paramedianus internus thalami et dans le nucleus lateralis hypothalami. Des neurones marqués ont aussi été observés près de la région où le nerf oculomoteur III quitte l'encéphale (zone péri-NIII) ainsi que dans l'area ventralis-Tsai (AVT). Enfin, au niveau du tronc cérébral postérieur, des cellules marquées ont été trouvées dans le nucleus reticularis pontis oralis, et dans le n. linearis caudalis du raphé.

### Injections dans le Wulst

Suite aux injections dans le Wulst, des corps cellulaires marqués ont été identifiés bilatéralement dans les différentes subdivisions du complexe thalamique DLA ainsi que dans les groupes nucléaires adjacents SPC et DLP. Une démarcation était cependant clairement observable en fonction du site d'injection dans le Wulst. Ainsi, des injections dans la partie plus rostrale du Wulst ont produit un

marquage restreint dans la région la plus ventrale du DLLv, alors que des injections plus postérieures ont produit une distribution plus extensive du marquage dans le n. DLLv et progressant à travers le DLLd. Des cellules marquées ont aussi été observées dans le n. suprarotundus (SpRt), une région étroite chevauchant le rotund. Dans le cas des injections les plus caudales dans le Wulst, un marquage cellulaire a également été trouvé dans les noyaux SPC et DLP. Au niveau du SPC, le marquage était observé bilatéralement bien que du côté ipsilatéral, les cellules marquées étaient situées principalement dans la partie médiane du noyau, entre les faisceaux de fibres du TSM et à la limite du DLLd. Du côté contralatéral, les neurones étaient distribués de façon plus homogène et semblaient plus nombreux que ceux du côté opposé.

#### Injections intraoculaires

Des sites de terminaisons ont été observés suite aux injections intraoculaires contralatralement dans toutes les structures qui constituent le système visuel primaire et, en particulier, de nombreuses fibres marquées ont été observées dans le n. SPC, progressant à travers le noyau et pénétrant dans le DLLd. D'autres fibres, bien que moins nombreuses, parcouraient la portion la plus externe du SPC, à la limite du diencephale. Des fibres individuelles pouvaient également être observées, pénétrant radialement à l'intérieur du SPC, parmi les fascicules de fibres du TSM.

#### Comparaison du marquage orthograde et rétrograde

Les cellules marquées par voie axonale rétrograde et suite aux injections hippocampiques étaient situées principalement à l'intérieur de la zone dorsale du SPC. Cependant, des corps cellulaires pouvaient aussi être observés dans la portion ventrale du noyau à des niveaux plus rostaux. Les injections dans le Wulst ont donné lieu à un marquage cellulaire dans la portion plus ventrale du SPC et la distribution de ce marquage variait en fonction du site d'injection à l'intérieur du Wulst. Dans certains cas, lorsqu'il y avait

chevauchement des sites d'injection dans l'hippocampe et le Wulst un mélange correspondant des deux types de marquage cellulaire pouvait être observé dans le SPC. De plus, certaines cellules individuelles étaient doublement marquées contenant les deux traceurs injectés. Cependant, aucun double marquage n'a été observé lorsque les sites d'injections étaient clairement séparés indiquant, de ce fait, l'absence d'une projection par voie de collatérales sur les deux sites télencéphaliques (Hp-Wulst). Enfin, les fibres marquées par transport orthograde du traceur RITC, à partir de la rétine, étaient localisées principalement dans la portion ventrale du n. SPC. Des fibres individuelles marquées étaient localisées dans les mêmes régions où se retrouvaient des cellules marquées suite aux injections dans l'hippocampe et dans le Wulst.

## Conclusion

Les résultats obtenus lors de cette étude ont démontrés que deux noyaux thalamiques : le SPC et, à un degré moindre, le DLP, présentent des projections concomitantes sur l'hippocampe et le Wulst visuel. Les résultats ont également permis de démontrer une projection directe de la rétine au SPC et, plus précisément, aux régions de ce noyau contenant les neurones relais des projections télencéphaliques.

L'existence d'une voie-rétino-thalamo-hippocampique chez le pigeon, démontrée dans la présente étude, est comparable à celle décrite précédemment chez plusieurs autres espèces de vertébrés. Comme chez les Reptiles et les Mammifères, le relais thalamique est afférenté discrètement par la rétine et se projette massivement sur le complexe hippocampique. On constate de plus qu'il se projette comme son équivalent chez les Reptiles et les Mammifères, sur des structures visuelles néocorticales.

L'observation de cellules doublement marquées dans le SPC peuvent s'expliquer par le fait que les injections effectuées dans le Wulst était très rapprochées de celles pratiquées dans l'hippocampe.

En effet, dans certains de ces cas, nous avons constaté le chevauchement des sites d'injections dans les deux structures télencéphaliques. Lors d'expérimentations ultérieures il serait intéressant de vérifier plus en détail l'incidence du marquage commun suivant le rapprochement des sites d'injections au niveau de l'hippocampe et du Wulst. Ainsi, nous pourrions vérifier la possibilité de projections par voie de collatérales, ce qui indiquerait que la même information visuelle thalamique parvient au Wulst visuel et à l'hippocampe.